

УДК 595.122:59.084:591.044

РЕАКЦИИ НА СВЕТ ЦЕРКАРИЙ
МОРСКОЙ ЛИТОРАЛЬНОЙ ТРЕМАТОДЫ *RENICOLA THAIDUS*
(TREMATODA: RENICOLIDAE)

© В. В. Прокофьев

Экспериментально изучены ориентировочные поведенческие реакции церкарий *Renicola thaidus* (Renicolidae) на свет. Выясено, что личинки обладают положительной реакцией на свет лишь в первые часы жизни. Через 6 ч после выхода из моллюска направленная фотопреакция исчезает. Наличие временной положительной фотопреакции способствует более широкой дисперсии церкарий в пространстве. Это, по-видимому, повышает шансы на заражение вторых промежуточных хозяев — двустворчатых моллюсков и обеспечивает более равномерное распределение инвазии в их поселениях. Последнее, в свою очередь, увеличивает шансы заражения окончательных хозяев — морских птиц.

Характерная черта жизненного цикла трематод — чередование поколений и связанная с этим смена животных-хозяев. Последняя осуществляется при помощи особых расселительных фаз, одна из которых представлена церкарией — личиночной стадией развития особей гермафродитного поколения (марит). Церкария после выхода в воду из первого промежуточного хозяина должна попасть в зону обитания второго промежуточного или в ряде случаев окончательного хозяина и заразить его. Наличие разнообразных ориентировочных поведенческих реакций, включая реакции на свет, в значительной мере определяет характер распределения церкарий в биотопе и позволяет им попасть в участки, где вероятность контакта с хозяином наиболее высока (Гинецинская, Добровольский, 1983; Прокофьев, 1997; Галактионов, Добровольский, 1998).

В качестве объекта исследований были выбраны церкарии трематод *Renicola thaidus* Stunkard, 1964 (сем. Renicolidae). 3-хозяинный жизненный цикл этого сосальщика реализуется в условиях морской литорали (Stunkard, 1964; Galaktionov, Skirniss, 2000). Дефинитивным хозяином служат морские птицы. Первый промежуточный хозяин — гастроподы *Nucella lapillus* (сем. Muricidae). В качестве второго промежуточного хозяина выступают литоральные моллюски, преимущественно двустворки *Mytilus edulis* (сем. Mytilidae), реже гастроподы *Littorina* spp. (сем. Littorinidae).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюсков *Nucella lapillus* собирали на побережье Баренцева моря в кутовой части губы Ярнышная в районе пос. Дальние Зеленцы (биостанция Мурманского морского биологического института КНЦ РАН). Собранных гастропод рассаживали поодиноке в чашки Петри с морской водой, которые помещали под свет настольной лампы при средней освещенности 20 000—30 000 Лк. Через 1—2 ч чашки просматривали под стереомикроскопом МБС-9 и по наличию в воде выделившихся личинок *R. thaidus* определяли зараженных моллюсков. Их отсаживали в отдельный сосуд и использовали в дальнейшей работе в качестве источника зрелых церкарий.

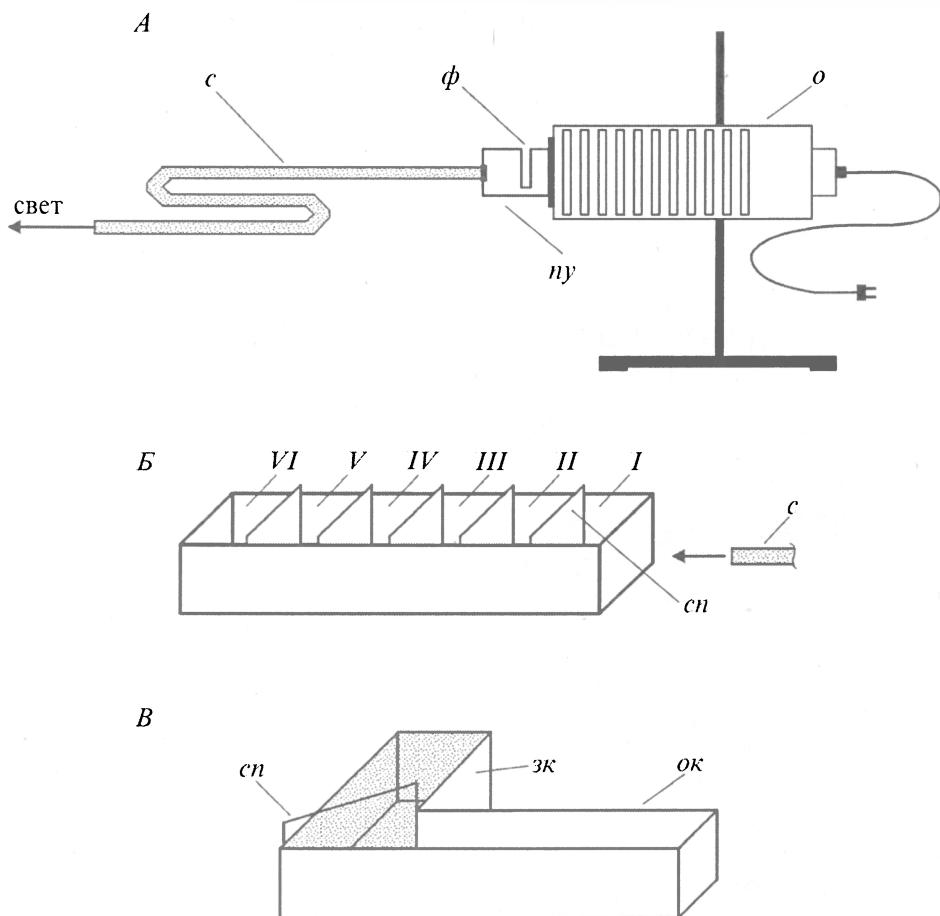


Рис. 1. Схема установки для исследования фотопреакций церкарий.

А — источник света; Б — прямоугольный микроаквариум; В — Г-образный микроаквариум; зк — затененное колено; о — осветитель ОИ-19; ny — переходное устройство; с — световод; cn — съемные перегородки; ок — освещенное колено; ф — щель для светофильтров; I—VI — зоны.

Fig. 1. Scheme of experimental plant for study of cercariae photo reactions.

Изучение фотопреакций личинок производили с помощью специально созданной установки, подробно описанной ранее (Прокофьев, 1997) и состоящей из осветителя, световода и микроаквариумов (рис. 1). Источником света служил осветитель ОИ-19, который позволяет регулировать как яркость светового пучка, так и его диаметр. В качестве проводника света от осветителя к микроаквариуму использовали волоконно-оптический световод, представляющий собой жгут из отдельных стеклянных световодов диаметром 0.05 мм каждый. Выбор волоконной оптики для этой цели определялся в первую очередь тем, что стеклянный световод плохо проводит инфракрасную часть спектра, т. е. значительно ослабляет тепловое действие света (Гонда, Сэко, 1989).

Длина световода составляла 50 см, сечение 8 × 8 мм. Одним концом проводник при помощи специального переходного устройства крепили к осветителю, а другой его конец фиксировали на микроманипуляторе (рис. 1, А). В итоге осветителем можно было регулировать в широких пределах яркость и диаметр светового пучка, а при помощи микроманипулятора точно направлять луч в любую точку микроаквариума.

Изучение фотопреакций личинок проводили в прямоугольных микроаквариумах (90 × 25 × 25 мм). Их боковые стенки и днище были изготовлены из оргстекла и окрашены черной краской для устранения паразитических засветок и бликов

(рис. 1, *B*). В качестве торцевых стенок микроаквариумов использовали покровные стекла 24 × 24 мм, которые благодаря своей малой толщине и высокой параллельности плоскостей практически не искажают форму светового луча при прохождении его через стекло. На внутренней поверхности боковых стенок через каждые 15 мм были проточены пазы, в которые можно было вставлять покровные стекла, разделяя весь объем на 6 равных зон (зоны *I*—*VI*) (рис. 1, *B*).

Для уточнения некоторых аспектов влияния света на поведение церкарий использовали Г-образный микроаквариум, в котором одно из колен освещали, а другое затеняли. Это устройство представляло собой два прямоугольных микроаквариума, размером 90 × 25 × 25 мм каждый, склеенных перпендикулярно друг к другу (рис. 1, *B*). Боковые стенки и днище были покрыты черной краской, а торцевые стенки оставляли прозрачными. На границе между коленами микроаквариума, с внутренней стороны на боковых стенках, протачивали пазы, куда можно было вставлять перегородку из покровного стекла и таким образом разделить весь объем на две равные части, освещенную и затененную.

При проведении опытов в прямоугольный микроаквариум, заполненный морской водой, выпускали личинок в количестве 100—200 экз. так, чтобы они были равномерно распределены в объеме воды. Микроаквариум располагали в боксе, внутренние стенки которого были окрашены в черный цвет для исключения попадания постороннего света. В одной из стенок бокса было поставлено отверстие размером 1 × 1 см, через которое внутрь бокса вводили световод. Микроаквариум с церкариями помещали в бокс и через световод освещали один из торцов аквариума. При этом в щель для светофильтров осветителя ОИ-19 устанавливали матовое стекло, чтобы получить равномерно рассеянный свет. Уровень освещенности в начале *I* зоны составлял 8000 Лк (яркость 320 Кд/м²), в конце *VI* зоны — 2000 Лк (яркость — 80 Кд/м²). Время экспозиции 15 мин. Затем при помощи стеклянных перегородок зоны отделяли друг от друга и подсчитывали число церкарий в каждой из них. Одновременно с экспериментом ставили контрольный опыт. При этом контрольный микроаквариум полностью затеняли ($E = 0$ Лк).

В дополнение к описанным опытам были проведены эксперименты по распределению личинок в Г-образном микроаквариуме. Церкарий выпускали в микроаквариум так, чтобы они были равномерно распределены по всему объему воды. Одно колено микроаквариума освещали сверху рассеянным светом от лампы дневного света ($E = 10\,000$ Лк), а второе полностью затеняли ($E = 0$ Лк). Время экспозиции составляло 15 мин, затем устанавливали разделительную перегородку и проводили подсчет церкарий в каждом из колен.

Все эксперименты повторяли по 10 раз, отдельно для церкарий, взятых через 1 ч и через 6 ч после выхода из моллюска. При построении гистограмм брали среднее значение распределения церкарий по зонам по результатам 10 повторений. Температура воды во всех случаях составляла 14—16°.

Результаты наблюдений были обработаны методом однофакторного дисперсионного анализа с помощью программы «MICROSTAT» (Ecosoft, Inc., 1978—1985). При выполнении анализа в качестве фактора был выбран номер зоны микроаквариума, так как в условиях проведения экспериментов номер зоны соответствовал определенному уровню освещенности. Число зон (6) соответствовало числу градаций фактора. Общее число наблюдений в комплексе составило $K = 60$ (6 градаций × 10 повторений). Критический уровень значимости был принят равным 95 % ($P \leq 0.05$). Сравнение $F_{\text{эксп}}$ с $F_{\text{таб}}$ проводилось по таблицам Оуэна (1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В контрольных сериях характер распределения исследованных церкарий *R. thaidus* по зонам микроаквариума во всех случаях носил случайный характер (рис. 2, 3). Эксперименты показали, что направленной (положительной) фотопрекацией личинки

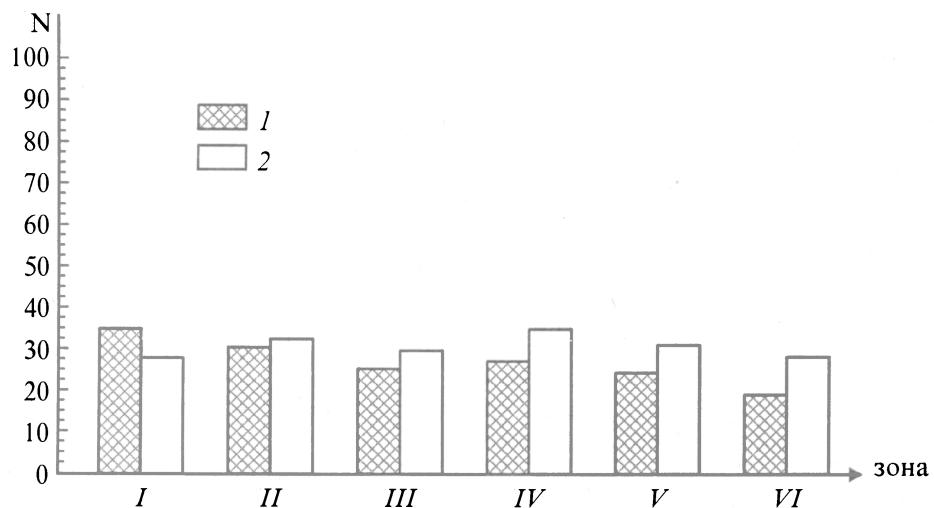


Рис. 2. Распределение церкарий *Renicola thaidus* в градиенте освещенности и в темноте через 1 час после выхода из моллюска.

По оси ординат — число церкарий в зоне (N); по оси абсцисс — номер зоны (I—VI); 1 — эксперимент; 2 — контроль.

Fig. 2. Distribution of *Renicola thaidus* cercariae after one hour of their free-living period (after shedding from the molluscan host) in the light gradient (I—VI).

обладают лишь в первые часы жизни во внешней среде (рис. 2; табл. 1). Уже через 6 ч после выхода церкарий из моллюска влияние освещенности на распределение церкарий становится статистически недостоверным не только при выбранном уровне значимости ($P \leq 0.05$), но даже и при $P \leq 0.1$.

При наблюдении за распределением церкарий *R. thaidus* в Г-образном микроаквариуме обнаружилось, что одночасовые личинки скапливаются преимущественно в

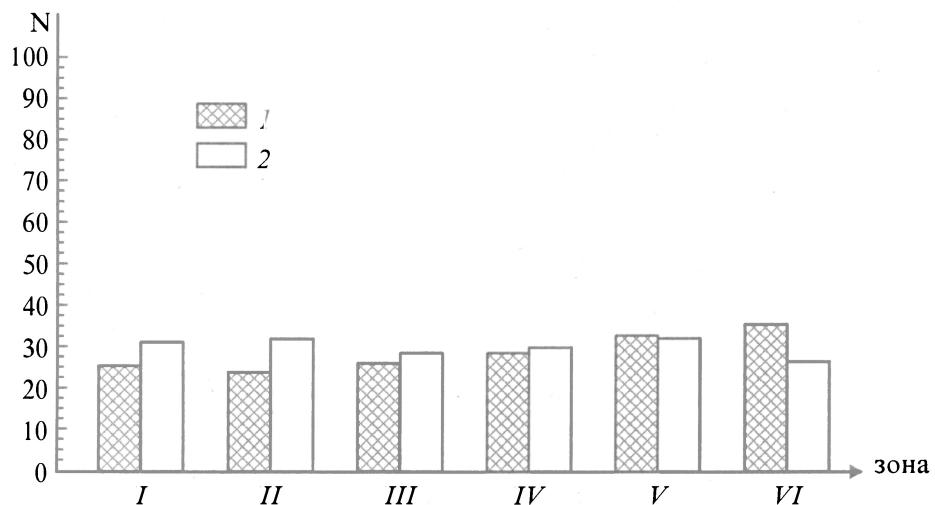


Рис. 3. Распределение церкарий *Renicola thaidus* в градиенте освещенности и в темноте через 6 ч после выхода из моллюска.

Обозначения такие же, как на рис. 2.

Fig. 3. Distribution of *Renicola thaidus* cercariae after six hours of their free-living period (after shedding from the molluscan host) in the light gradient (I—VI).

ТАБЛИЦА 1
Влияние уровня освещенности
на распределение церкарий *Renicola thaidus*
в световом градиенте через 1 и 6 часов
после выхода из моллюска
Table 1. The influence of illumination degree
on a distribution of *Renicola thaidus* cercariae
in a light gradient after one and six hours
of their free-living period (after shedding from mollusc)

Время после выхода церкарий из моллюска (ч)	Степень влияния освещенности
1	50.8
6	H

Примечание. H — различия дисперсий недостоверны при выбранном уровне значимости ($P < 0.05$); числовые значения — доля дисперсии, объясняемая влиянием фактора (в %).

освещенной зоне. 6-часовые же распределяются более или менее равномерно по всему микроаквариуму (табл. 2). Причем в первом случае распределение церкарий в толще воды было равномерным для освещенного и затененного участков, а во втором — личинки в обоих коленах микроаквариума сосредоточивались у дна. Двигательная активность *R. thaidus* при всех вариантах эксперимента в освещенной зоне была более высокой, чем в затененной.

Наблюдения за распределением исследованных церкарий в Г-образном микроаквариуме в целом совпадают с результатами, полученными в ходе экспериментов по изучению фотопривлечения личинок в градиенте освещенности. Также подтверждено, что, хотя 6-часовые личинки *R. thaidus* и не проявляют направленных реакций на свет, тем не менее освещенность стимулирует их двигательную активность. Двигательная активность (оценивалась визуально как скорость движения и частота биения хвоста) *R. thaidus* во всех случаях в освещенной зоне была более высокой, чем в затененной.

Во всех поставленных нами экспериментах выявлено наличие положительной реакции на свет в первые часы жизни церкарий *R. thaidus* во внешней среде. По мере старения церкарий направленная реакция на свет пропадает, но тем не менее освещенность стимулирует двигательную активность личинок.

Особенности поведения церкарий в первые часы жизни приводят к любопытному феномену — временному «уходу» из зоны обитания второго промежуточного хозяина. Действительно, биотопы, в которых обитают первый и второй промежуточные хозяева

ТАБЛИЦА 2
Распределение церкарий *Renicola thaidus*
в различных зонах Г-образного микроаквариума
через 1 и 6 часов после выхода из моллюска
Table 2. Distribution of *Renicola thaidus* cercariae
after one and six hours of their free-living period
(after shedding from the molluscan host) in different zones
of Г-shaped glass container

Время после выхода церкарий из моллюска (ч)	Процент церкарий в освещенной (10 000 Лк) зоне	Процент церкарий в затененной (0 Лк) зоне
1	65—80	20—35
6	45—55	45—55

R. thaidus, пространственно не разделены. Во время сбора *Nucella lapillus* мы находили их, как правило, на мидиевых «щетках» в нижней литорали — верхней сублиторали. Мидии служат этим хищным моллюскам одним из основных компонентов питания (Голиков, Кусакин, 1978).

Таким образом, сразу после выхода из моллюска церкарии *R. thaidus* оказываются в зоне контакта со вторым промежуточным хозяином. Однако значительная часть личинок благодаря положительной реакции на свет поднимается в верхние, более освещенные участки воды и покидает район обитания мидий. Через несколько часов направленная реакция на свет исчезает и личинки снова опускаются в придонные участки. На наш взгляд, подобный временный «уход» из зоны обитания второго промежуточного хозяина, основанный на положительной фотопривлекательности, можно трактовать как адаптацию, обеспечивающую дисперсию инвазионного начала в пространстве.

В период подъема в верхние слои воды происходит значительное рассеивание личинок, как за счет их собственной двигательной активности, так и в результате особенностей гидродинамики литоральной зоны (прибой, приливные течения и т. п.). К моменту исчезновения направленной реакции на свет церкарии оказываются распределенными в пространстве по большой площади. Это не только увеличивает вероятность заражения мидий, но и сглаживает в определенной степени мозаичность их заражения. Все это повышает вероятность инвазирования окончательных хозяев *R. thaidus* — морских птиц.

Необходимо также обратить внимание на следующий момент. Церкарии трематод после выхода во внешнюю среду не питаются и живут исключительно за счет накопленных во время развития в моллюске-хозяине питательных веществ. В этих условиях «позволить» себе перераспределение в пространстве за счет временного снижения вероятности контакта со следующим хозяином в результате «ухода» из зоны обитания последнего могут лишь личинки, обладающие достаточно большой продолжительностью жизни. В противном случае резко снижается возможность заражения хозяина, а значит, и успех жизненного цикла в целом. При этом важна не столько собственно длительность жизни, сколько время, в течение которого личинки сохраняют способность к заражению хозяина. Как правило, отрезок времени, на протяжении которого личинки сохраняют инвазионную способность, короче абсолютной продолжительности их жизни. Так, среднее время жизни беломорских церкарий *Maritrema subdolum* (Microphallidae) при нормальных условиях ($T = 20^\circ$ и $S = 24\%$) составляет 22—25 ч (Прокофьев, 1999), а инвазионная способность — 10—15 ч (Галактионов, 1993). По нашим предварительным наблюдениям, те же показатели при тех же условиях для беломорских личинок *Renicola* sp. составляют соответственно 23—25 и 10—12 ч. Средняя продолжительность жизни исследованных церкарий *R. thaidus* при нормальных для Баренцева моря условиях ($T = 10^\circ$ и $S = 32\%$) равна 180—185 ч (Прокофьев, 2001). Очевидно, что при столь значительной продолжительности жизни инвазионная способность личинок *R. thaidus* должна составлять не менее нескольких десятков часов. Косвенным подтверждением такому предположению может служить тот факт, что, по нашим наблюдениям значительное падение двигательной активности изученных церкарий при нормальных условиях наблюдается лишь через 160—170 ч. Таким образом, длительная способность к инвазии дает возможность церкариям *R. thaidus* «безболезненно» временно покидать зону контакта с хозяином и распределяться более равномерно по большей площади.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 99-04-49788) и ИНТАС (№ 10224).

Список литературы

Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты, 1993. 190 с.
Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб., 1998. 404 с.

Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Жизненный цикл trematod как система адаптаций // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция). Тр. БНИИ ЛГУ. 1983. № 34. С. 112—157.

Голиков А. Н., Кусакин О. Г. Раковинные брюхоногие моллюски лitorали морей СССР. Л., 1978. 256 с.

Гонда С., Сэко Д. Оптоэлектроника в вопросах и ответах. Л., 1989. 184 с.

Оуэн Д. Б. Сборник статистических таблиц. М., 1966. 586 с.

Прокофьев В. В. Реакции на свет церкарий морских лitorальных trematod *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae) и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 3. С. 275—280.

Прокофьев В. В. Влияние температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских лitorальных trematod *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae), *Levinensiella brachysoma* и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 520—526.

Прокофьев В. В. Влияние температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских лitorальных trematod *Podocotyle atomon* (Opocoelidae) и *Renicola thaidus* (Renicolidae) // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 1. С. 69—75.

Galaktionov K. V., Skirnisson K. Digeneans from intertidal molluscs of SW Iceland // Systematic Parasitology. 2000. Vol. 47. P. 87—101.

Stunkard H. W. Studies on the trematode genus *Renicola*: observations on the life-history, specificity, and systematic position // Biol. Bull. Marine Lab., Woods Hole. 1964. Vol. 126. P. 468—489.

Псковский педагогический институт
Псков, 180017

Поступила 1 IV 2001

REACTIONS TO THE LIGHT OF THE LITTORAL TREMATODE *RENICOLA THAIDUS*
(TREMATODA: RENICOLIDAE)

V. V. Prokofiev

Key words: *Renicola thaidus*, cercaria, light, behavoir.

SUMMARY

The behavioral response of *Renicola thaidus* cercariae (Renicolidae) to the light has been studied. The positive photo reaction was observed during the first hour of the cercariae free-living period (after shedding from the mollusc). Six hour old cercariae did not show any direct photo reaction. Temporal presence of the positive photo reaction promotes a wider spatial distribution of *R. thaidus* cercariae. This fact may increases a probability of successful finding and infection of the second intermediate host — bivalves such as the blue mussels. Besides, the more random distribution of infection in bivalve host populations is achieved. This circumstance increases a probability of infected bivalve to be eaten by the final hosts — seabirds.